植 物 分 类 学 报 44 (4): 393–400(2006)
Acta Phytotaxonomica Sinica

doi:10.1360/aps050126
http://www.plantsystematics.com

掌叶木的花器官发生及其系统学意义

[1,2]曹丽敏* [1]夏念和** [1]邓云飞

[1](中国科学院华南植物园经济植物研究所 广州 510650)

[2](中国科学院研究生院 北京 100039)

Floral organogenesis of *Handeliodendron bodinieri* (Sapindaceae) and its systematic implications

[1,2]CAO Li-Min* [1]XIA Nian-He** [1]DENG Yun-Fei

[1](*Institute of Economic Botany, South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences,* Guangzhou 510650, China)

[2](*Graduate School of the Chinese Academy of Sciences,* Beijing 100039, China)

Abstract Floral organogenesis and development of *Handeliodendron bodinieri* (Sapindaceae), a species endemic to China, were studied under scanning electron microscope and optical microscope. The results are as follows: the inflorescence primordium initiates at first, forming 2 unequal flower primordia. The sepal primordia initiate in spiral order and are not synchronous. Four to five petal primordia initiate in whorls simultaneously. The petal and stamen primordia initiate separately, and there is no petal-stamen complex. Seven to eight stamen primordia initiate nearly at the same time and grow more quickly than the petal primordia. At last, 3 carpel primordia appear simultaneously and close up gradually to form the ovary. The flowers of *H. bodinieri* are unisexual. In the female flower, the ovary bulges and the stamens degenerate, whereas the male flower, the stamens grow normally but the ovary degenerates. The systematic implications of floral organogenesis and development of *H. bodinieri* are discussed.

Key words Sapindaceae, *Handeliodendron bodinieri*, floral organogenesis, systematic implication.

摘要 利用扫描电子显微镜和光学显微镜观察了掌叶木的花器官发生过程。观察结果表明: 花序原基最先发生, 然后形成两个大小不一的花原基; 萼片原基的发生不同步, 螺旋状向心发生; 4–5枚花瓣原基以接近轮状方式近同时发生; 不存在花瓣-雄蕊复合原基; 7–8枚雄蕊原基为近同时发生, 其生长较花瓣原基快; 心皮原基最后发生, 3枚心皮原基为同时发生。花为单性花。在雌花中, 子房膨大而雄蕊退化。在雄花中, 雄蕊正常发育, 子房退化。讨论了掌叶木花器官发生和发育的系统学意义。

关键词 无患子科; 掌叶木; 花器官发生; 系统学意义

掌叶木属*Handeliodendron* Rehd.是无患子科Sapindaceae的单种属, 仅掌叶木*Handeliodendron bodinieri* (Lévl.) Rehd.一种(罗献瑞, 陈德昭, 1985)。掌叶木是我国特有的珍稀濒危物种, 主要分布于贵州南部和广西西北部海拔500–900 m的石灰岩山地, 1984年被国家环境保护委员会列为国家二级保护植物(傅立国, 金鉴明, 1992), 1999年被国务院公布为国家一级重点保护植物(贵州省林业厅, 2000)。它的木材质地坚硬, 是建筑及制作

2005-08-26 收稿, 2006-01-25 收修改稿。
基金项目: 中国科学院华南植物园资助(Supported by South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences)。
* 现工作单位: 衡阳师范学院生命科学系, 湖南衡阳 421008。
** 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: nhxia@scib.ac.cn)。

家具的优良材料，种子可榨油，具有一定的经济价值，是重要的经济植物(中国油脂植物编委会, 1987)。植物学工作者对掌叶木在群落特征(张著林等, 2000)、种群生态(常进雄等, 2002)、扦插繁殖试验(张廷忠等, 1998)、木材解剖学(Klaassen, 1999)、有性繁殖(周洪英，张著林, 2000)、生物学习性(黄仕训，骆文华, 2001)、形态学(Forest et al., 2001)和分子系统学(Harrington et al., 2005)等方面开展了一些研究。

对于掌叶木的系统位置存在一些不同观点。Rehder(1935)发表掌叶木属时将其放在无患子科，并且指出该属掌状复叶对生的特征与七叶树科Hippocastanaceae近似，但其他特征与无患子科相似，放入无患子科假山萝族Harpullieae更合适。Rehder的处理得到了一些学者的赞同与认可(罗献瑞，陈德昭, 1985；吴征镒等, 2003)。也有一些学者指出七叶树科与假山萝族关系密切，并假设它们之间是通过掌叶木属和茶条木属*Delavaya* Franch.相联系(Muller & Leenhouts, 1976)。Judd等(1994)在总结前人(Muller & Leenhouts, 1976)研究成果的基础上，将七叶树科和槭树科Aceraceae并入无患子科，并认为掌叶木属应从假山萝族中移出，而与七叶树属*Aesculus* L.和三叶树属*Billia* Peyr.组成同一科下类群。Judd等的观点得到了木材解剖学(Klaassen, 1999)、形态学(Forest et al., 2001)和分子系统学等研究的支持(Harrington et al., 2005)。因此，对掌叶木属的研究有助于理解无患子科和七叶树科之间的关系。

花器官发生与发育过程的特征对于探讨被子植物的花及其各个器官的起源与进化有着重要的意义，对揭示植物类群间的关系可能提供重要的信息(孙坤等，1998；Endress & Stumpf, 1991)。但迄今为止，掌叶木的花器官发生和发育过程没有研究报道。本文报道了掌叶木的花器官发生，为进一步研究掌叶木的系统位置和无患子科的系统演化提供证据。

1 材料和方法

实验材料采于贵州省荔波县茂兰自然保护区。凭证标本(曹丽敏0008)保存在中国科学院华南植物园标本馆(IBSC)。采集不同发育阶段的花序以及花蕾，在FAA固定液中固定。用于扫描电镜观察的材料，在解剖镜下解剖后，用戊二醛和锇酸固定，经系列乙醇脱水，临界点干燥，粘台后喷金，在JEOL JSM-6360扫描电镜下观察和照相。用于组织学观察的材料，用常规石蜡切片法制片，爱氏苏木精染色，切片厚度8–10 μm,在Olympus Ax70光学显微镜下观察、照相。

2 观察结果

2.1 花部形态

聚伞圆锥花序，顶生；最基本的花序由2–3朵小花组成；单性花，两侧对称兼辐射对称；萼片5，覆瓦状排列；花瓣4或有时5，长椭圆形或倒披针形；雄蕊7或8，伸出，花丝长短不齐，上部弧形，花药阔卵形，药室基部有小腺体，药隔稍突出；子房上位，阔纺锤形，有很长的雌蕊柄，子房3室，每室2胚珠；花柱短，柱头3裂。

2.2 花序的发生与发育

花序轴的顶端出现多个小聚伞花序的原基, 不规则地排列在几乎同一水平面上(图18)。花序原基(图1)先后分化出2个苞片(图2), 接着在2个苞片的腋内分别分化出2个大小不一的椭圆形凸起, 即为花原基(图3, 19, 20)。

2.3 萼片的发生与发育

花原基进一步膨大后, 萼片原基开始出现(图4, 19, 20)。萼片原基的发生不同步, 并且呈螺旋状发生。首先在靠近苞片的腋内(苞片左右), 近轴侧面的第一枚萼片原基最早发生, 随后在第一枚萼片原基的相对处, 也是在近轴侧面, 第二枚萼片原基发生, 接着在苞片的相对处, 远轴侧面的第3枚萼片原基发生, 最后在第一和第二枚萼片原基、第二和第三枚萼片原基之间, 相继分别发生第四枚和第五枚萼片原基(图5, 6)。在萼片原基分化的过程中, 花顶端的外周分生组织进一步活动、扩展, 使得花顶端看起来不及先前那样圆凸, 而显得扁平。随着分生组织的继续分化, 逐渐发育为三角形的萼片。

2.4 花瓣的发生和发育

花萼发生后接着在与萼片互生的内侧, 4–5个小圆突起几乎同时出现, 即为花瓣原基(图7, 21)。花瓣原基以轮状的方式发生。花瓣原基进一步增大, 成为半球形。花瓣原基的生长要比雄蕊缓慢。当雄蕊原基出现后, 花瓣原基仍停留在原来的阶段。当花药逐渐分化成型后, 才见花瓣生长较明显, 逐渐加宽、伸长, 向着花顶端的中央内弯, 进而发育成长三角形的花瓣雏形。

2.5 雄蕊的发生和发育

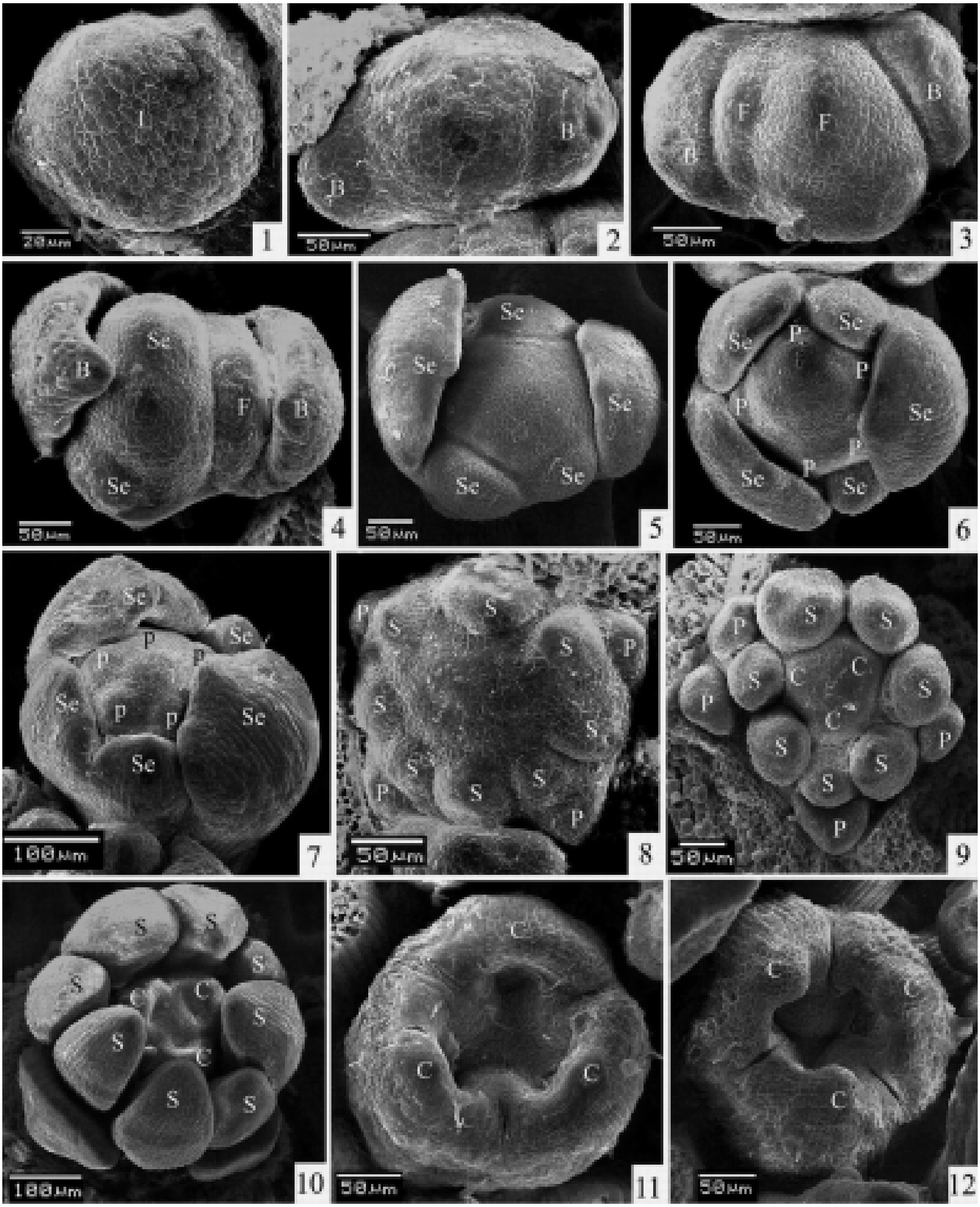
花瓣原基发育为扁球形时, 7(–8)枚雄蕊原基以轮状的方式几乎同时发生(图8, 9, 22)。雄蕊原基发生后, 迅速发育, 其生长明显要快于花瓣原基。当心皮原基形成后, 花药的分化开始(图10)。在成熟的雌花中, 子房膨大, 而雄蕊变为细小扁平并退化(图16)。

2.6 雌蕊的发生和发育

随着花瓣原基和雄蕊原基的发生, 花原基顶端中央逐渐凹陷, 呈浅杯状(图9)。中央分生组织周围同时出现3个明显的突起, 即为3个心皮原基(图10–12)。各个心皮原基在发生的开始是独立的, 即分离的。随着进一步发育, 3枚心皮原基共同构成一个3室的子房。3枚心皮原基继续生长并逐渐愈合(图13–15)。在成熟的雄花中, 雄蕊正常发育, 子房变为细小退化(图17)。

3 讨论

Rehder(1935)在发表掌叶木属时指出该属掌状复叶对生而与七叶树科相似, 但是他又认为掌叶木属在其他特征上(如子房每室具2胚珠, 两侧对称的花, 开裂的果实, 胚不螺旋状反折等) 更接近无患子科, 而放入假山萝族。掌叶木属是无患子科中一个比较特殊的类群(Muller & Leenhouts, 1976; Judd et al., 1994), 它具有的对生掌状复叶、花序顶生、两侧对称、种子圆形无翅、子房3室、每室胚珠2、胚珠横生等特征, 使它有别于无患子科的其他类群, 而又与七叶树科更为接近(罗献瑞, 陈德昭, 1985)。由于掌叶木属同时具有七叶树科和无患子科的一些特征, 许多学者(Muller & Leenhouts, 1976; Judd et al.,


I
20 μm
1
B
B
50 μm
2
B
F
F
B
50 μm
3
B
Se
F
B
Se
50 μm
4
Se
Se
Se
Se
Se
50 μm
5
Se
P
Se
P
P
Se
P
P
Se
Se
50 μm
6
Se
P
Se
P
P
Se
P
P
Se
Se
100 μm
7
P
S
S
S
P
S
S
S
S
P
S
S
P
50 μm
8
S
S
P
S
C
C
P
S
C
S
P
S
S
P
50 μm
9
S
S
S
S
C
C
S
S
C
S
S
100 μm
10
C
C
C
50 μm
11
C
C
C
50 μm
12

1994; Forest et al., 2001; Harrington et al., 2005)对掌叶木属的系统位置存在不同的意见，提出了不同处理。Muller和Leenhouts(1976)在研究无患子科花粉形态的基础上，提出七叶树科可以通过掌叶木属和茶条木属与无患子科的假山萝族联系起来的假设。Judd等(1994)支持Muller和Leenhouts(1976)的观点，并且认为掌叶木应该与七叶树科的成员放在一起。近年来的木材解剖学研究(Klaassen, 1999)、形态学研究(Forest et al., 2001)和分子系统学研究支持Muller和Leenhouts(1976)以及Judd等(1994)的观点，认为掌叶木属应与七叶树科的成员放在一起组成一个族或亚科并入广义的无患子科中(Harrington et al., 2005)。我们对掌叶木的胚胎学观察(将另文发表)也支持这种把掌叶木与七叶树科的成员放在一起的观点。

无患子科中，目前仅见荔枝*Litchi chinensis* Sonn.、龙眼*Dimocarpus logan* Lour. (徐是雄, 1990, 1991)和栾树*Koelreuteria paniculata* Laxm. (Ronse Decraene et al., 2000)等类群花器官发生的报道。与这些类群相比，掌叶木的花器官发生有其特殊性(表1)。

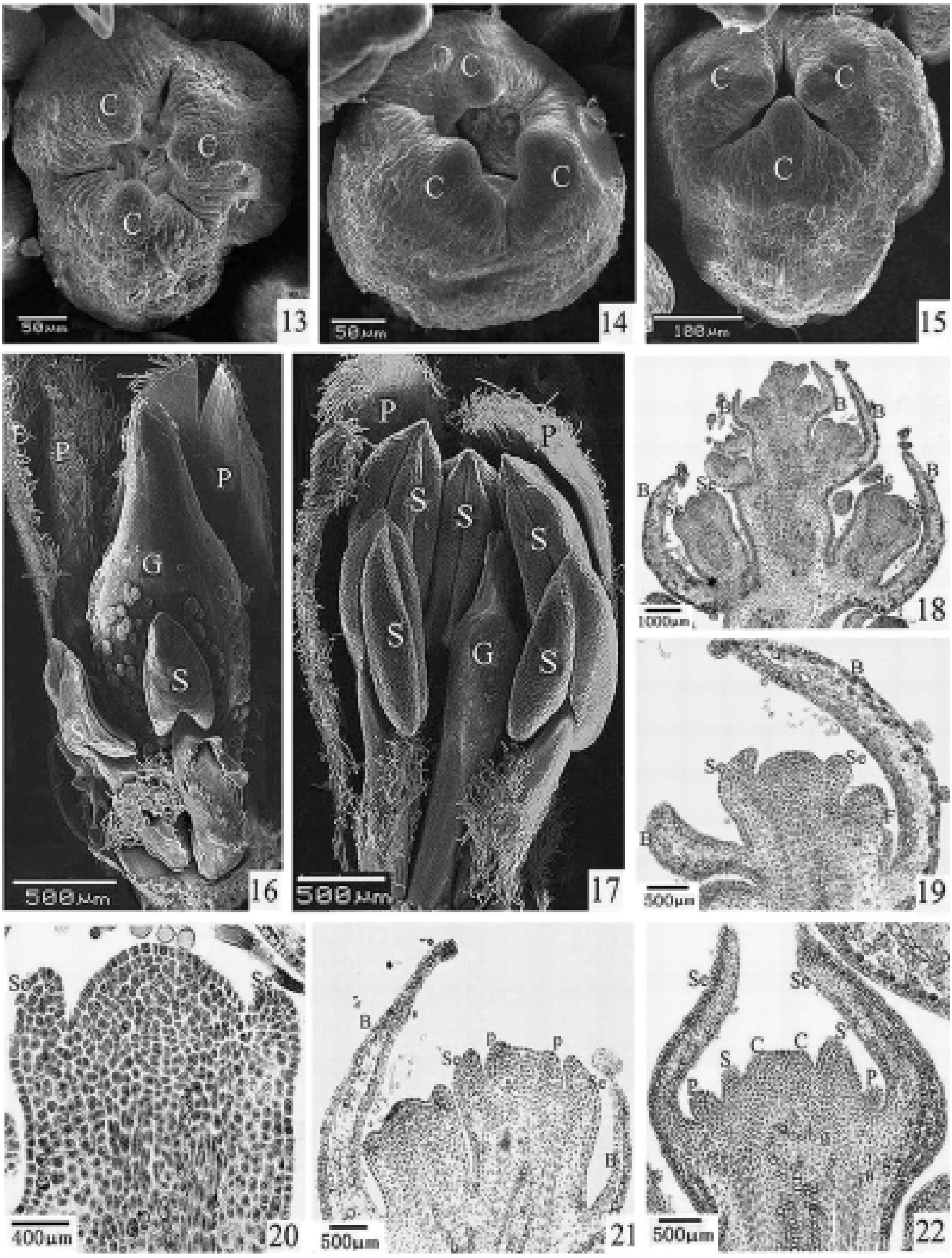
表**1**　掌叶木与龙眼、荔枝以及栾树花器官发生的比较
Table 1　Comparison of floral organogenesis of *Handeliodendron bodinieri*, *Litchi chinensis*, *Dimocarpus logan* and *Koelreuteria paniculata*

分类群 Taxon	花的类型 Floral type	花的对称性 Floral symmetry	花的发生方式 Floral developmental pattern	花瓣-雄蕊复合原基 Petal-stamen complex
掌叶木 *Handeliodendron bodinieri*	单性 unisexual	两侧对称，兼辐射对称 actinomorphic and zygomorphic	螺旋状发生和轮状发生共存 helical and verticillate	无 absent
荔枝 *Litchi chinensis*	单性 unisexual	辐射对称 actinomorphic	轮状发生 verticillate	不详 unknown
龙眼 *Dimocarpus logan*	单性 unisexual	辐射对称 actinomorphic	轮状发生 verticillate	不详 unknown
栾树 *Koelreuteria paniculata*	单性 unisexual	两侧对称 zygomorphic	轮状发生 verticillate	有 present

在花的对称性方面，掌叶木的花为两侧对称兼辐射对称，既具有无患子科的大部分类群的两侧对称，又具有荔枝和龙眼等少数类群的辐射对称。此外，栾树最后发生的花瓣与最先发生的雄蕊具有共同的原基，而掌叶木不具有这种复合原基，与栾树不同，荔枝

←
图**1–12**　扫描电镜下掌叶木的花器官发生及发育 **1.** 花序原基。**2**, **3.** 花序原基进一步发展，开始形成两个苞片原基。**3.** 在花序原基的中央形成大小不一的两个花原基。**4.** 花原基继续发育，两个萼片原基发生。**5**, **6.** 五个萼片原基相继发生。**7.** 花瓣原基发生。**8.** 雄蕊原基发生。**9.** 花瓣原基和雄蕊原基继续发育，心皮原基发生。**10.** 雄蕊开始分化，心皮原基继续发育。**11**, **12.** 心皮原基继续发育。
B, 苞片和苞片原基; C, 心皮和心皮原基; F, 花原基; I, 花序原基; P, 花瓣和花瓣原基; S, 雄蕊和雄蕊原基; Se, 萼片和萼片原基。

Figs. 1–12. Floral organogenesis of *Handeliodendron bodinieri* under scanning electron microscope. **1.** Inflorescence primordium. **2**, **3.** The inflorescence primordium begins to develop and two bract primordia initiate. **3.** Two floral primordia of different sizes initiate in the center of the inflorescence primordium. **4.** Floral primordia continue to develop and two sepal primordia initiate. **5**, **6.** Five sepal primordia initiate sequentially. **7.** The initiation of petal primordia. **8.** The initiation of stamen primordia. **9.** Petal primordia and stamen primordia continue to develop and carpel primordia initiate. **10.** Stamen primordia begin to differentiate and carpel primordia continue to develop. **11**, **12.** Carpel primordia continue to develop.
B, bracts and bract primordia; C, carpels and carpel primordia; F, floral primordia; I, inflorescence primordia; P, petals and petal primordia; S, stamens and stamen primordia; Se, sepals and sepal primordia.


C
C
C
50 μm
13
C
C
C
50 μm
14
C
C
C
100 μm
15
P
P
P
G
S
500 μm
16
P
P
S
S
S
S
G
S
500 μm
17
B
B
B
B
Se
1000μm
18
B
Se
Se
F
B
500μm
19
Se
Se
400μm
20
B
Se
P
P
Se
B
500μm
21
Se
Se
S
C
C
S
P
P
500μm
22

和龙眼是否具有花瓣-雄蕊复合原基则不详。在花器官发生类型方面, 掌叶木的萼片以螺旋状方式向心发生, 而其他各花部的发生方式均为轮状近同时发生, 后一轮倾向于与前一轮交替。当5枚花瓣原基发生后, 花中央分生组织形成1个发生雄蕊原基的环状分生组织, 雄蕊原基呈轮状发生。在雌蕊的发生上, 当全部雄蕊原基发生之后, 中央分生组织产生发生心皮的环状分生组织, 心皮原基亦呈轮状发生。在掌叶木的花器官发生过程中, 不存在花瓣-雄蕊复合原基, 花瓣和雄蕊的发生是不同步、各自独立的。掌叶木所具有的这种螺旋状和轮状方式共存的发育方式, 与其他无患子科已观察类群的只有轮状发生方式明显不同(徐是雄, 1990, 1991; Ronse Decraene, 2000)。这表明了掌叶木属在花器官发生上具有其特殊性, 虽然由于现有的资料有限, 不能比较它在花器官发生上与狭义无患子科和七叶树科之间的系统发育关系, 但在一定程度上暗示了它与狭义无患子科其他类群的区别。

在花的性别方面, 无患子科大部分种类的花皆为单性花(罗献瑞, 陈德昭, 1985), 七叶树科的花为杂性花, 雄花常与两性花同株(方文培, 1981)。掌叶木的花在结构上为两性花, 具雄蕊和雌蕊, 而在功能上为单性花。雌花中的雄蕊扁化, 并不形成花粉, 为不育雄蕊; 雄花中的雌蕊也细小, 不膨大, 里面的胚珠也细小变形, 与荔枝和龙眼等无患子科植物的单性花相同, 而不同于七叶树科的杂性花。

迄今为止, 对无患子科(狭义)的花器官发生的研究非常少, 而对七叶树科的花器官发生的研究更是一片空白, 要从花器官发生上确定掌叶木的系统位置尚缺乏充分的证据。因此, 还需更多深入的工作, 才能从花器官发生方面进一步解决广义无患子科的系统发育问题。

致谢　中国科学院华南植物园电镜室的胡晓颖老师在扫描电镜实验中给予了耐心指导和帮助, 特此致谢。

←

图**13–17**　扫描电镜下掌叶木的花器官发育　**13–15.** 心皮逐渐愈合。**16.** 雌花中子房膨大, 雄蕊细小退化。**17.** 雄花中雄蕊正常发育, 子房细小退化。**图18–22.** 光镜下掌叶木的花器官发生及发育。**18.** 示幼嫩花序。**19.** 在花序原基的中央形成大小不一的两个花原基。**20.** 萼片原基发生。**21.** 花瓣原基发生。**22.** 雄蕊原基和心皮原基发生。
(图中各部位缩写与图1–12同)

Figs. 13–17　Floral development of *Handeliodendron bodinieri* under scanning electron microscope. **13–15.** The carpels close up gradually. **16.** In the female flower, the ovary bulges and the stamens become small and degenerated. **17.** In the male flower, the stamens develop normally and the ovary becomes thin, small and degenerated. **Figs. 18–22.** Floral development of *Handeliodendron bodinieri* under optical microscope. **18.** Young inflorescence. **19.** An inflorescence primordium forms two unequal flower primordia. **20.** The initiation of sepal primordia. **21.** The initiation of petal primordia. **22.** The initiation of stamen primordia and carpel primordia.
(The abbreviations are the same as in Figs. 1–12)

参 考 文 献

Chang J-X (常进雄), Yang L (杨龙), Huang W-L (黄威廉). 2002. A study on *Handeliodendron* population ecology in South Guizhou (贵州南部掌叶木种群生态研究). Guizhou Science (贵州科学) 20 (2): 1–15.

Editorial Committee of the Oil Plants in China (中国油脂植物编委会). 1987. The Oil Plants in China (中国油脂植物). Beijing: Science Press. 334–335.

Endress P K, Stumpf S. 1991. The diversity of stamen structures in “Lower” Rosidae (Rosales, Fabales, Proteales, Sapindales). Botanical Journal of the Linnean Society 107: 217–293.

Fang W-P (方文培). 1981. Hippocastanaceae. In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae (中国植物志). Beijing: Science Press. 46: 274–289.

Forest F, Drouin J N, Charest R, Brouillet L, Bruneau A. 2001. A morphological phylogenetic analysis of *Aesculus* L. and *Billia* Peyr. (Sapindaceae). Canadian Journal of Botany 79: 154–169.

Fu L-G (傅立国), Jin J-M (金鉴明). 1992. China Plant Red Data Book: Rare and Endangered Plants (中国植物红皮书: 珍稀濒危植物). Beijing: Science Press. 590–591.

Guizhou Forest Bureau (贵州省林业厅). 2000. Rare and endangered plants in Guizhou Province (贵州野生珍贵植物资源). Beijing: China Forest Publishing House.159.

Harrington M G, Edwards K J, Johnson S A, Chase M W, Gadek P A. 2005. Phylogenetic inference in Sapindaceae sensu lato using plastid *mat*K and *rbc*L DNA sequences. Systematic Botany 30: 366–382.

Huang S-X (黄仕训), Luo W-H (骆文华). 2001. Biological behaviors and conservation of *Handeliodendron bodinieri*. Rural Eco-Environment (农村生态环境) 17 (1): 21–23, 36.

Judd S, Sanders W, Donoghue J. 1994. Angiosperm family pairs: preliminary phylogenetic analyses. Harvard Papers in Botany 5: 1–51.

Klaassen R K. 1999. Wood anatomy of the Sapindaceae. IAWA Journal, Supplement 2. 214.

Luo X-R (罗献瑞), Chen D-Z (陈德昭). 1985. Sapindaceae. In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae (中国植物志). Beijing: Science Press. 47 (1): 4–72.

Muller J, Leenhouts P W. 1976. A general survey of pollen types in Sapindaceae in relation to taxonomy. In: Ferguson I K, Muller J eds. The Evolutionary Significance of the Exine. London: Academic Press. 1: 407–445.

Rehder A. 1935. *Handeliodendron*, a new genus of Sapindaceae. Journal of the Arnold Arboretum 16: 65–68.

Ronse Decraene L P, Smets E, Clinckemaillie D. 2000. Floral ontogeny and anatomy in *Koelreuteria* with special emphasis on monosymmetry and septal cavities. Plant Systematics and Evolution 223: 91–107.

Sun K (孙坤), Chen J-K (陈家宽), Chen Z-D (陈之端). 1998. Progress in studies on floral development of angiosperms and some consideration on future studies. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 36: 558–568.

Wu C-Y (吴征镒), Lu A-M (路安民), Tang Y-C (汤彦承), Chen Z-D (陈之端), Li D-Z (李德铢). 2003. The families and genera of angiosperms in China—a comprehensive analysis (中国被子植物科属综论) Beijing: Science Press. 691–698.

Xu S-X (徐是雄). 1990. Scanning electron microscopic studies on the development of the organs of Litchi flower. Acta Botanica Sinica (植物学报) 32: 905–908.

Xu S-X (徐是雄). 1991. Scanning electron microscopic studies on the organ development of Longan flower. Acta Botanica Sinica (植物学报) 33: 938–942.

Zhang Z-L (张著林), Zou T-C (邹天才), He M (何梅), Zhang W (张维). 2000. Investigation of community of *Handeliodendron bodinieri* in Guizhou. Guizhou Science (贵州科学) 18: 288–293.

Zhang T-Z (张廷忠), Yang C-H (杨成华), Fang X-P (方小平). 1998. The experimentation of cutting breeding on *Handeliodendron bodinieri*. Message of Forestry Technology (林业科技通讯) 3: 41.

Zhou H-Y (周洪英), Zhang Z-L (张著林). 2000. Sexual reproduction experimentation and observation on *Handeliodendron bodinieri*. Guizhou Forestry Science and Technology (贵州林业科技) 28 (4): 30–33.